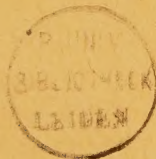


Der Sauerstoffverbrauch der
Wasserpflanzen bei verschiedenen
Sauerstoffspannungen

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München



vorgelegt

von

Federico Pannier

aus

Caracas/Venezuela

April 1957

Berichterstatter: 1. Prof.Dr.F.Gessner
2. Prof.Dr.L.Brauner

Tag der mündlichen Prüfung: 5. Juni 1957

Separatum

29. IV. 1958

HYDROBIOLOGIA

ACTA HYDROBIOLOGICA HYDROGRAPHYCA ET
PROTISTOLOGICA

Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen

Von

FRITZ GESSNER und FEDERICO PANNIER



VOLUMEN X

UITGEVERIJ Dr W. JUNK — DEN HAAG — 1958

Der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen bei verschiedenen Sauerstoffspannungen

Von

FRITZ GESSNER und FEDERICO PANNIER

A. EINLEITUNG

Eine grosse Zahl von Veröffentlichungen gibt darüber Auskunft, in welchen Konzentrationsbereichen und unter welchen Bedingungen CO_2 bei der Photosynthese als begrenzender Faktor auftritt.

Es muss darum auffallen, dass in der Frage, ob auch der Sauerstoff bei der Atmung die Rolle eines Minimumfaktors spiele, grösste Unsicherheit herrscht. Die Zahl der hierüber angestellten Untersuchungen ist äusserst gering und ihre Ergebnisse widersprechen sich in der krassesten Weise.

Es ist jedoch nicht schwer einzusehen, warum wir es gerade hier mit einem weitgehend vernachlässigten Forschungsgebiet zu tun haben: Während unter normalen Bedingungen in der Luft 0,032 % CO_2 vorhanden sind, beteiligt sich der Sauerstoff zu 21 % an der Zusammensetzung der Luft, übertrifft mengenmässig also das Kohlendioxyd fast um drei Zehnerpotenzen.

So steht der Sauerstoff den Vegetationsorganen der Landpflanzen in optimaler Menge zur Verfügung. Dies gilt auch dann, wenn sie — wie in Dunkelperioden — selbst keinen Sauerstoff produzieren. Nur im Inneren voluminöser Organe, wo ein langer Diffusionsweg die Sauerstoffzufuhr erschwert, können starke Schwankungen auftreten. Auch im Bereich der Wurzeln herrscht oft Sauerstoffmangel. Die Auslesewirkung, welche hier der Sauerstoff auf dem Wege über die Wurzelatmung — namentlich in nassen Böden — in Pflanzengesellschaften ausübt, ist in der Geobotanik lange bekannt. Damit aber dürften bereits die Bedingungen erschöpft sein, unter denen der Sauerstoff bei Landpflanzen als „limiting factor“ auftritt.

Völlig anderen Verhältnissen begegnen wir dagegen bei Wasser-

pflanzen. Selbst luftgesättigtes Wasser enthält pro Volumeneinheit nur etwa $1/35$ der Sauerstoffmenge der Luft. Zudem laufen im Wasser stets sauerstoffzehrende Vorgänge ab, welche eine weitgehende Untersättigung zur Folge haben, ja grosse Gebiete des Wassers sind — wenigstens zeitweise — völlig frei von löslichem Sauerstoff.

Wird es bereits deshalb sinnvoll, nach einer respirationsbegrenzenden Rolle des Sauerstoffs im Wasser zu fragen, so ist die geringe Sauerstoffkonzentration hier nicht die einzige Ursache der Atmungserschwerung. Diese ist vielmehr dadurch gegeben, dass sich die Moleküle im Wasser mit einer um drei bis vier Zehnerpotenzen geringeren Diffusionsgeschwindigkeit bewegen als in einem Gasraum, so dass selbst in hohen Sauerstoffkonzentrationen nur ein *sehr langsamer Gasnachschub* erfolgt. Auch ist die Gasdiffusion von zahlreichen Grössen abhängig, wie der Beschaffenheit der Oberflächengewebe, dem Anschluss des Interzellularensystems an die Aussenwelt, der Temperatur, der Grösse der Grenzschrift und damit der Stärke der Wasserbewegung um den Pflanzenkörper. Wir müssen daher je nach den ökologischen Gegebenheiten, mit vielfältigen Abwandlungen in der Sauerstoffversorgung der Pflanzen rechnen. Hinzu kommt, dass wir besonders im stehenden Wasser zeitlich und örtlich stark unterschiedliche Sauerstoffbedingungen vorfinden können, je nachdem ob die Atmungsprozesse überwiegen (Sauerstofferniedrigung) oder sich durch die photosynthetische Tätigkeit der Vegetation Sauerstoffübersättigung einstellt.

In vorliegender Arbeit wird der Einfluss der Sauerstoffkonzentration auf die Intensität der Sauerstoffaufnahme der Pflanze geprüft. Um Einblick in die Wechselwirkungen zwischen Organismus und „Lebensraum“ zu gewinnen, wurden Pflanzen aus möglichst verschiedenen Standorten zum Vergleich herangezogen.

B. UNTERSUCHUNG ÜBER DEN SAUERSTOFFVERBRAUCH DER WASSERPFLANZEN

Über die Abhängigkeit der Atmung der Wasserpflanzen von der Sauerstoffspannung liegen bislang nur wenige Arbeiten vor. Während HOFFMAN (1929) auf Grund eigener Untersuchungen sowie jener von KNIPE (1914) und HARDER (1915) zu dem Schluss kommt, dass sich der Sauerstoffverbrauch der Wasserpflanzen in weiten Grenzen *unabhängig* vom Sauerstoffpartialdruck erweist, lassen die Untersuchungen von PANTANELLI (1914) und WURMSER & JACQUOT (1923) gerade das Umgekehrte vermuten. Die gleiche Situation treffen wir bei Vergleich der Arbeiten über Bakterien an (PÜTTER, 1924; HARVEY, 1925; BURK, 1930; ZOBELL & STADLER,

1940, im Gegensatz zu den Beobachtungen von WOHLFEIL, 1930; GEORGI & WILSON, 1933; WAKSMAN & CAREY, 1935; WAKSMANN & RENN, 1936). GESSNER (1937) fand bei *Cabomba aquatilis* und *Lagarosiphon major* eine Verminderung des Sauerstoffverbrauchs erst bei einer Sauerstoffspannung von weniger als 20% des O_2 -Drucks in luftgesättigtem Wasser. Zu alldem lassen sich die vorgenannten Arbeiten infolge der Verschiedenartigkeit der Untersuchungsmethodik sowie der meist ungenügenden Angaben nicht miteinander vergleichen. Ausserdem kann vermutet werden, dass sich einzelne Typen von Wasserpflanzen gegenüber verschiedenen Sauerstoffspannungen unterschiedlich verhalten.

Mit Ausnahme von PANTANELLI (1914), ZOBELL & STADLER (1940) und BINET (1950) haben alle genannten Autoren nur mit Sauerstoffuntersättigungen gearbeitet. Es erweist sich daher als notwendig, die Versuche über das Verhalten der Wasserpflanzen unter veränderten Sauerstoffbedingungen zu erweitern und besonders Untersuchungen im Bereich der Sauerstoffübersättigung durchzuführen. Stets wurde hierbei auf möglichst gleichartige Versuchsbedingungen geachtet.

I. METHODIK

Das Untersuchungsmaterial wurde in geschlossenen Flaschen mit Wasser bestimmten O_2 -Gehalts (= Ausgangsspannung) im Dunkeln exponiert und der Sauerstoffverbrauch aus der Differenz zwischen dem Ausgangssauerstoffgehalt und dem Endwert bestimmt.

Da den Pflanzen unter natürlichen Bedingungen die in luftgesättigtem Wasser vorhandene Sauerstoffmenge zur Atmung zur Verfügung steht, wird diese als Ausgangsbasis gewählt (Normalspannung = 100%). Der absolute Gehalt betrug hierbei in Abhängigkeit von der Wassertemperatur (11–20° C), von der Höhenlage (520 m), vom Barometerstand, dem Gehalt an gelöstem anorganischen (= 160 mg/L.) und organischen Substanzen (BSB_5 = 0,7–1,0 mg/L.) zwischen 8,3 und 10,9 mg O_2 /L. Die aktuelle Reaktion schwankte zwischen pH = 7,1–7,4, die Karbonathärte um 14,8° d. K.H.

Der Sauerstoffgehalt des verwendeten Meerwassers von 35⁰/₀₀ Salzgehalt lag bei 7,5 mg O_2 /L. Durch verschieden langes Einleiten von N_2 bzw. O_2 in 3-Literflaschen mit zunächst luftgesättigtem Wasser wurden die übrigen Sauerstoffkonzentrationen hergestellt. Da hierbei eine ungleiche Gasverteilung auftreten kann (vgl. GESSNER, 1937) und geringfügige Änderungen im Gasgehalt durch Diffusion an die Atmosphäre zu erwarten sind (vgl. SCHÜTZENBERGER & QUINQAUD, 1873), war stets für gute Gasdurchmischung in den

Versuchsflaschen zu sorgen und der Sauerstoffgehalt des Wassers von Zeit zu Zeit in besonderen Kontrollreihen auf den eingestellten Wert zu prüfen.

Für jede Versuchsreihe wurden 5—8 Versuchsflaschen von 110 bzw. 270 ccm Inhalt mit eingeschliffenen Glasstopfen aus den 3-Literabzugsflaschen unter entsprechenden Vorsichtmassnahmen (sh. OHLE 1953) mit Wasser von dem gewünschten Sauerstoffgehalt versehen, in jede der Flaschen annähernd gleich grosse Pflanzenmenngen (Frischgewicht = 6—10 g) eingebracht (über Verhältnis von Pflanzenmenge zu Flaschenvolumen siehe PANTANELLI 1914 und OLTMANNS 1923) und die Versuchsflaschen 1 Stunde lang im Dunkeln in einem Klinostaten eingespannt. So war während der Versuchszeit eine stete Nachlieferung von Sauerstoff in die Grenzschicht um die Pflanzenoberfläche gewährleistet (vgl. GESSNER 1937, 1940).

Zu Beginn des Versuchs wurde der Ausgangswert des Sauerstoffs (Kontrollwert) in einer Parallelprobe, nach Beendigung der Versuchszeit (1 Stunde) der Restsauerstoff in der Versuchsflasche titrimetrisch nach der Methode von WINKLER bestimmt. Aus der Differenz von Anfangs- und Endwert lassen sich bei Berücksichtigung der Flaschenvolumina die Atmungsgrössen der Pflanzen bestimmen. Aus dem Trockengewicht (Tg. bestimmt nach 24-stündigem Verbleiben im Trockenschrank bei 105° C) wurde der Sauerstoffverbrauch in $\text{mg O}_2/\text{1g Tg.}/\text{1 Std.}$ errechnet.

Der durch Entnahme des Pflanzenmaterials aus den Versuchspflanzen bedingte Wasserverlust (2—3 ccm) wurde durch Zufügen von Wasser von der Ausgangsspannung wieder ergänzt.

Da nicht bekannt war, welchen Einfluss die Interzellularenluft auf die Atmungsgrösse nimmt, wurde diese zunächst durch Evakuieren entfernt, doch zeigte sich bald, dass der Sauerstoffverbrauch evakuierter und nicht evakuierter Pflanzen nur geringfügige Unterschiede aufwies, die zudem im Bereich der normalen Streuung lagen.

Sämtliche Pflanzen wurden vor Versuchsbeginn für 24 Stunden in einem Aquarium mit durchströmendem Grundwasser ($t_w = 13^\circ \pm 2^\circ \text{ C}$) in diffusum, abgeschwächtem Tageslicht gehalten.

In der Regel ist das Pflanzenmaterial nach jeweils einstündiger Expositionszeit in Wasser mit einer anderen Sauerstoffspannung überführt worden. So ergaben sich mehrstündige Versuchsreihen mit aufsteigenden bzw. absteigenden Sauerstoffspannungen, wobei — wenn nicht anders vermerkt — mit luftgesättigtem Wasser (Ausgangsspannung = 100%) begonnen wurde. Diese Versuche vermitteln ein Bild von dem Verhalten der Pflanzen unter gleitender Änderung der Sauerstoffspannung des Wassers, Verhältnisse, wie

wir sie unter natürlichen Bedingungen in der Regel antreffen. Zum Teil wurden die Atmungsintensitäten bei gleich bleibendem Sauerstoffgehalt über mehrere Stunden geprüft (siehe z.B. Abb. 1).

Um die von den einzelnen Sauerstoffreihen erhaltenen Atmungsgrößen miteinander vergleichen zu können, wurde die Ausgangsbasis (= luftgesättigtes Wasser 100 % O_2 -Spannung) gleich 1 gesetzt und die übrigen Werte als relative Atmungsintensitäten darauf bezogen.

Von grosser Bedeutung für die Ermittlung der tatsächlichen Atmungsgrösse ist die Wahl der Expositionszeit, da der Sauerstoffgehalt bei Verbleiben des Pflanzenmaterials in der geschlossenen Versuchsflasche in den ersten Stunden rasch abnimmt und nach etwa 8—10 Stunden einen nahezu konstanten Minimumwert erreicht. So darf als Höchstmass der Expositionszeit wohl kaum mehr als 1 Stunde gewählt werden, sollen die absoluten Atmungsgrößen nicht zu niedrig ausfallen; vgl. hierzu die Versuche von LOVÉN (1891), KNIEP (1914), HARDER (1915) und HOFFMANN (1929), in welchen die Pflanzen ganz verschiedene Zeit, meist 4—23 Stunden in den Versuchsflaschen exponiert waren.

Die Streuung der absoluten Atmungswerte fiel bei den verschiedenen Konzentrationsstufen verschieden aus. Dafür in Tabelle I einige Werte.

Die verhältnismässig hohen Streuwerte bei geringsten wie bei hohen O_2 -Spannungen sind auf die grössere Labilität der extrem unter- bzw. übersättigten Lösungen zurückzuführen.

Die Streuwerte der Messergebnisse aus den übrigen Versuchsreihen liegen meist innerhalb der in nachstehenden Beispielen wiedergegebenen Grenzen.

Zum Abschluss dieses Abschnitts und zur Überleitung auf die folgenden Kapitel muss mit grossem Nachdruck eine Feststellung getroffen werden, welche eigenartigerweise bisher vollkommen unbeachtet geblieben ist und wahrscheinlich den Grund dafür darstellt, dass in dem Problem, welchem solche Arbeiten gewidmet sind die Unklarheiten bei weitem über jede sichere Erkenntnis überwiegen: Die Frage, welchen Einfluss die Sauerstoffspannung auf die Sauerstoffaufnahme bzw. die Respiration ausübt, scheint auf den ersten Blick eindeutig gestellt und leicht zu klären. Es zeigt sich jedoch sehr bald, dass eine Antwort in allgemeiner Form auf diese Frage nicht gegeben werden kann, da sie in entscheidendem Masse von der Art der Versuchsanstellung abhängt. Da die Atmungsgrösse einer Pflanze ausserordentlich labil ist, und nicht nur von Temperatur und anderen Aussenbedingungen abhängt, müssen gerade diese Faktoren auch auf die Ergebnisse in hohem Masse einwirken.

TABELLE I

Streuung der Messwerte in den Versuchen mit ab-bezw. aufsteigender Sauerstoffreihe.

Versuch	Zahl der Proben	O ₂ -Spannung	Mittlerer Fehler des Gesamtergeb.
A. absteigende O ₂ -Reihe			
1. <i>Fontinalis antipyretica</i>	5	100 %	6,8 %
„ „	5	85 %	3,9 %
„ „	5	73 %	3,6 %
„ „	5	60 %	4,3 %
„ „	5	44 %	3,8 %
„ „	5	14 %	13,7 %
2. <i>Ranunculus flaccidus</i>	5	100 %	5,4 %
„ „	5	62 %	4,9 %
„ „	5	34 %	7,0 %
„ „	5	20 %	8,2 %
B. aufsteigende O ₂ -Reihe			
1. <i>Cladophora glomerata</i>	8	100 %	4,2 %
„ „	8	230 %	2,0 %
„ „	8	330 %	5,2 %
„ „	8	445 %	9,0 %
2. <i>Batrachospermum moniliforme</i>	8	100 %	17,0 %
„ „	8	288 %	14,0 %
„ „	8	336 %	15,0 %
„ „	8	415 %	18,0 %

II. VERSUCHE MIT SÜSSWASSERPFLANZEN

Die Versuchspflanzen wurden, soweit erforderlich, in feuchtem Zustand in Kunststoffbeuteln verpackt in das Laboratorium gebracht und dort für 24 Stunden in einem Glasaquarium bei durchströmendem Grundwasser (Wassertemperatur = $13^{\circ} \pm 2^{\circ}$ C) gehalten.

A) Höhere Pflanzen.

Hiervon wurden folgende Arten untersucht:

- Fontinalis antipyretica* 1. aus schwach fließendem Wasser (Würm bei Gauting)
 2. von einem stärker strömenden Standort (Würm bei Blütenburg)
- Potamogeton densus* sämtliche Pflanzen aus stagnierendem Wasser und vom gleichen Standort
- Potamogeton gramineus*

- Potamogeton perfoliatus* (Freilandbecken des Münchener Botanischen Gartens).
Potamogeton crispus aus stehendem Wasser (Freilandbecken des Münchener Botanischen Gartens).
Lagarosiphon major (= *Eloдея crispa*) a) aus stehendem Wasser (Freilandbecken des Münchener Botanischen Gartens).
Ranunculus flaccidus b) aus einem rasch strömenden Gewässerabschnitt (Würm bei Blumenburg).
Myriophyllum spicatum aus stagnierendem Wasser (Freilandbecken des Münchener Botanischen Gartens).

1. *Fontinalis antipyretica*

Tabelle II: Atmungsgrösse von *Fontinalis antipyretica*. (Mittelwerte aus jeweils 5 Versuchsreihen).

I. *Fontinalis* aus schwach strömendem Wasser:

Versuch a) 24 Stunden nach Entnahme aus dem Freiland. Ausgangswert der O₂-Spannung: 100 % = 10,6 mg O₂/L
Wassertemperatur (t_w) = 13 ± 1,5° C.

Versuch b) Wiederholung von Versuch a) mit gleichen Pflanzen nach weiteren 24 Stunden.

O₂ : 100 % = 10,2 mg/L

t_w : 16° ± 0,5° C.

II. *Fontinalis* aus stark strömendem Wasser:

Versuch c) 24 Stunden nach Entnahme aus dem Freiland.

O₂ : 100 % = 10,1 mg/L

t_w : 18° ± 0,5° C.

TABELLE II

	O ₂ -Spannung	100%	80%	70%	50%	30%	10%
Versuch a	<i>Absolute Atmung</i>	1,12	0,86	0,79	0,67	0,47	0,03
	mg O ₂ /l g Tg./l Std.						
	<i>Relative Atmung</i>	1	0,72	0,67	0,56	0,39	0,03
Versuch b	<i>Absolute Atmung</i>						
	mg O ₂ /l g Tg./l Std.	0,87	0,70	0,66	0,58	0,34	0,05
	<i>Relative Atmung</i>	1	0,80	0,77	0,67	0,39	0,06
Versuch c	<i>Absolute Atmung</i>						
	mg O ₂ /l g Tg./l Std.	0,50	0,47	0,46	0,35	0,14	0,02
	<i>Relative Atmung</i>	1	0,94	0,92	0,70	0,26	0,02

Wie aus Versuch a) in Tabelle II zu ersehen ist, erweist sich die Atmungsgrösse von *Fontinalis antipyretica* in allen verwendeten Sauerstoffbereichen abhängig vom Partialdruck des

gelösten Sauerstoffs. Der Sauerstoffverbrauch nimmt mit fortgesetzter O_2 -Erniedrigung zunächst nur mässig, nach Unterschreiten eines Wertes von 40 ‰, der Ausgangsspannung aber wesentlich stärker ab. In Wasser unter 10 ‰ der Normalspannung nähert er sich dem Wert 0.

Wiederholen wir den Versuch 24 Stunden später mit dem gleichen Material (Versuch b), so erhalten wir den gleichen Kurvenverlauf, doch bleibt die Atmungsgrösse bei allen verwendeten Sauerstoffspannungen trotz der etwas erhöhten Versuchstemperatur gegenüber dem Vortag zurück.

Wie sehr der absolute Sauerstoffverbrauch der Pflanze durch deren Milieu beeinflusst wird, erhellt auch aus Versuch c), in welchem Pflanzen von verschiedenen Standorten geprüft werden. Jene aus der schwächer strömenden Stelle (Versuch a) vermögen dem Wasser in der gleichen Zeit wesentlich mehr Sauerstoff zu entziehen als die aus dem stärker fliessenden Bachabschnitte. Der Verlauf der Atmungskurve wird hiervon jedoch nur wenig beeinflusst. Die unterschiedliche Abnahme des Sauerstoffverbrauchs im Bereich von O_2 -Spannungen von 100 ‰ — 60 ‰, bzw. 50 ‰ — 10 ‰, ist noch deutlicher ausgeprägt.

Die Atmungsgrösse von *Fontinalis antipyretica* spricht somit in allen 3 Beispielen

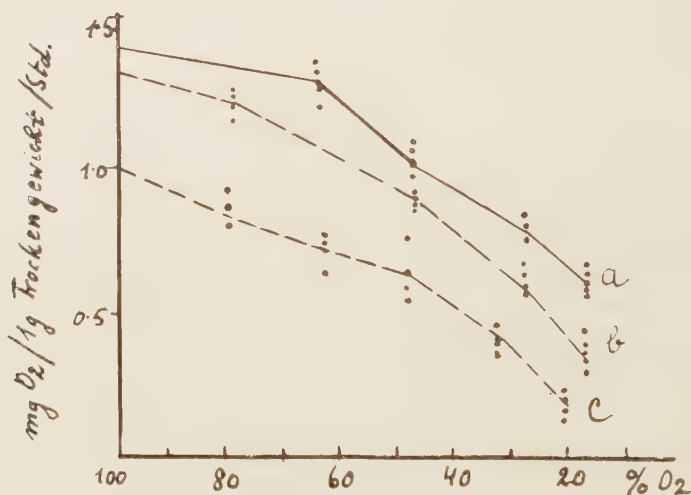


Abb. 1.

Absoluter Sauerstoffverbrauch von 3 *Potamogeton*-Arten bei abnehmendem O_2 -Gehalt des Wassers. a: *Potamogeton perfoliatus*, b: *P. gramineus*, c: *P. densus*. Wassertemperatur 12° C

in gleicher Weise auf eine Änderung des Sauerstoffpartialdrucks an.

2. Versuche an: *Potamogeton perfoliatus*

Potamogeton gramineus

Potamogeton densus (Abb. 1)

Wiederum erhalten wir unter gleichen Versuchsbedingungen einen ähnlichen Kurvenverlauf wie bei *Fontinalis*. Die absoluten Atmungsgrößen von *Potamogeton perfoliatus* und *P. gramineus* bleiben jedoch weit über jener von *Fontinalis*, während die von *Potamogeton densus* ähnliche Werte erreichen wie *Fontinalis* im schwach bewegten Wasser. Da die drei *Potamogeton*-Arten aus stagnierendem Wasser stam-

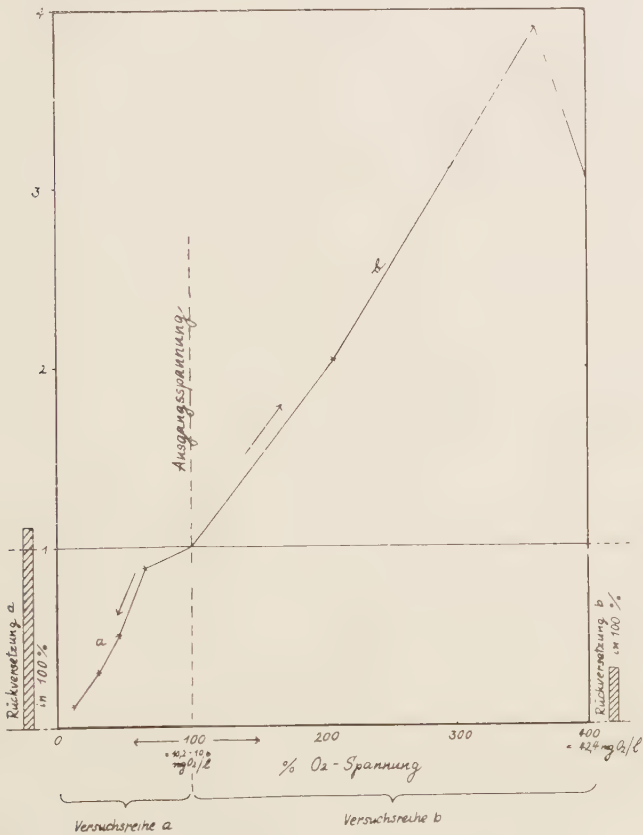


Abb. 2.

Atmung von *Lagarosiphon major* in O₂-untersättigtem (Versuchssreihe a) und in übersättigtem (Versuchssreihe b) Wasser. Atmungswert bei luftgesättigtem Wasser (Ausgangsspannung) bei 11° C 1.27 mg O₂/l g Tr. G./h = 1

men, dürfte der absolute Sauerstoffverbrauch eine Abhängigkeit zur Wasserbewegung des Standortes zeigen. Obwohl *Potamogeton gramineus* unter den 3 *Potamogeton*-Arten die grösste Oberflächenentwicklung aufweist, bleibt diese Pflanze im absoluten Sauerstoffverbrauch sowie in der Abhängigkeit von der jeweiligen Sauerstoffspannung innerhalb der bei den beiden übrigen Arten beobachteten Grenzen. Der Atmungsmechanismus kann daher in diesem Fall nur unwesentlich von der Grösse der relativen Pflanzenoberfläche beeinflusst werden.

3. *Lagarosiphon major* (= *Elodea crispa*).

In diesen Versuchen wurde das Pflanzenmaterial — beginnend mit einer Ausgangsspannung von 100% — nicht nur in eine absteigende, sondern ebenso in eine aufsteigende Sauerstoffreihe gebracht. Das Ergebnis zeigt Abb. 2. Für die Versuchsreihe a) mit sinkendem O_2 -Gehalt finden wir das bereits bekannte Kurvenbild. Bringen wir die Pflanzen in Wasser höherer O_2 -Spannung (Versuchsreihe b), so steigt der Sauerstoffverbrauch mit zunehmendem Sauerstoffgehalt zunächst nahezu linear an, erreicht jedoch bei 345% (– 35,5 mg O_2 L)

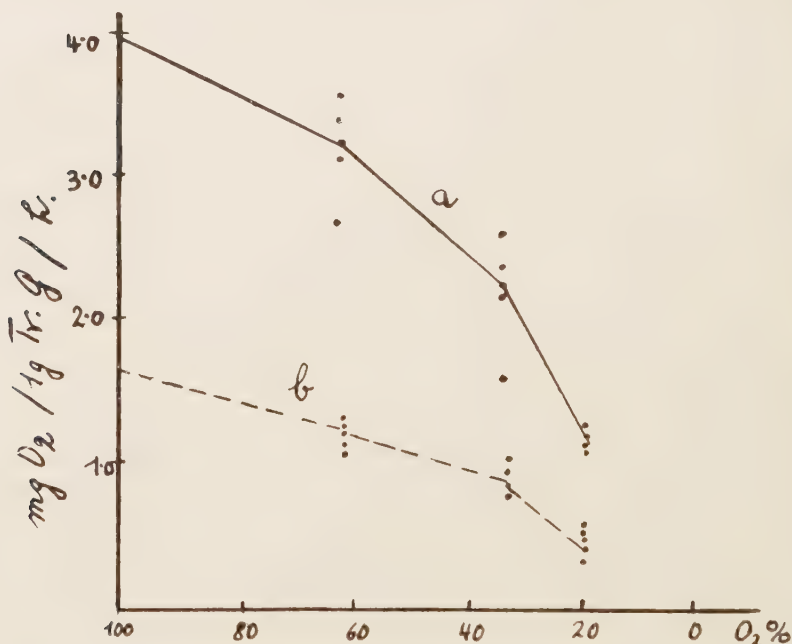


Abb. 3.

Atmung von *Ranunculus flaccidus* aus stehendem (a) und aus fliessendem (b) Wasser bei 16° C

ein Maximum. Bei 400 % der Sättigung fällt die Atmungsgrösse stark ab. Selbst nach Rückversetzung in Wasser von der Ausgangsspannung (100 %) werden nunmehr nur 19 % des ursprünglichen Atmungswertes erreicht. Bei absteigender Sauerstoffreihe (Versuchsreihe b) veratmet die Pflanze nach Rückversetzung dagegen sogar um 17 % mehr als zu Versuchsbeginn.

4. *Ranunculus flaccidus*

Da für die folgenden Untersuchungen die gleiche Pflanzenart aus fließendem wie aus stehendem Wasser zur Verfügung stand, bot sich die Möglichkeit, die bereits bei *Fontinalis* und im Vergleich hierzu bei den *Potamogeton*-Arten erkennbare Abhängigkeit der Atmungsintensität von der Wasserbewegung des Standortes zu prüfen. A. Aus Abb. 3 ist zu erkennen, dass die absolute Atmungsintensität

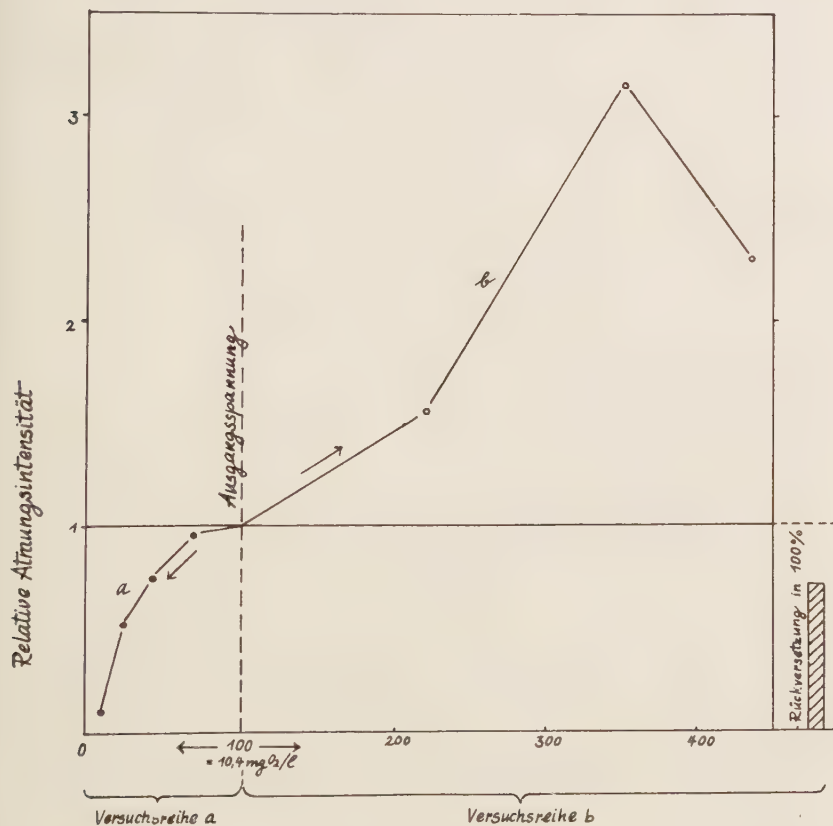


Abb. 4.

Atmung von *Ranunculus flaccidus* (aus stehendem Wasser) bei steigender und fallender O₂-Spannung. (Versuchsanordnung wie in Abb. 2)

der Stillwasserform weitaus über jener aus fließendem Wasser liegt (Mittelwerte aus 5 Kontrollreihen). Auch bei Wiederholung des Versuches zu anderer Jahreszeit (bei höherer Wassertemperatur) mit Pflanzen der gleichen Standorte, fanden wir die gleiche Beziehung.

- B. Wie verhält sich *Ranunculus flaccidus* gegenüber starker Erhöhung des Sauerstoffgehaltes des Wassers?

Auch hier stellt sich wie bei *Lagarosiphon* mit steigender O_2 -Spannung ein Maximum der Atmungsintensität bei etwa 360‰ ein und wir finden nach Überschreiten dieses Wertes einen starken Abfall der Atmungsgrösse (Abb. 4).

5. *Myriophyllum spicatum*

Im Bereich niedriger Sauerstoffkonzentrationen weist der Verlauf der Atmungskurve keine Besonderheiten auf. Im Gegensatz hierzu finden wir bei hohen Sauerstoffspannungen ganz andere Verhältnisse als bei *Lagarosiphon major* und bei *Ranunculus flaccidus* (Abb. 5). Wohl beträgt der Sauerstoffverbrauch bei unmittelbarem Verbringen in sehr sauerstoffreiches Wasser (O_2 -Spannung = 472‰)

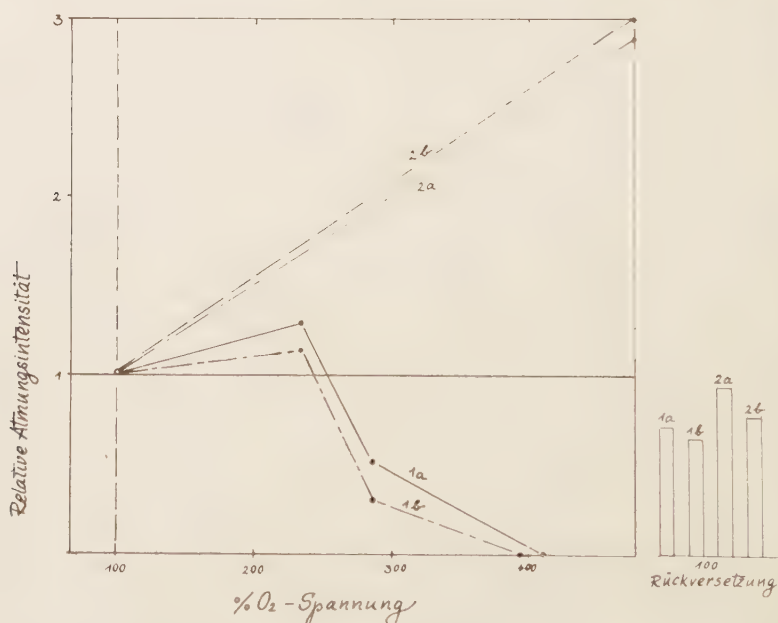


Abb. 5.

Relative Atmung von *Myriophyllum spicatum* (a) und *Potamogeton crispus* (b) bei stufenweiser Übertragung in steigende O_2 -Übersättigungen (Versuch 1) und bei direkter Übertragung in 400 ‰ O_2 (Versuch 2).

nahezu das 3-Fache des Ausgangswertes (Versuch 2), aber bei g l e i t e n d e r Überführung in die aufsteigende Sauerstoffreihe (Versuch 1) sinkt die zunächst langsam ansteigende Atmungsgrösse bereits bei 286 % auf die Hälfte des ursprünglichen Betrages ab, um bei 409 % sogar den Nullwert zu erreichen.

Dass dieses Phänomen nicht auf *Myriophyllum* beschränkt ist, zeigt der Wiederholungsversuch mit *Potamogeton crispus*, in welchem wir ausserordentlich ähnliche Werte bekommen.

B. Die O₂- Aufnahme von Süsswasseralgen bei verschiedener Sauerstoffspannung

Im Gegensatz zu den Meeresalgen, über welche im nächsten Abschnitt berichtet werden wird, finden sich in der Literatur kaum Angaben über die Frage, welche Bedeutung der Sauerstoffgehalt des Wassers für die Atmung der Süsswasseralgen besitzt. Wir haben uns daher dieser Frage gewidmet und dabei folgende Formen untersucht:

Chrysophyceae: *Hydrurus foetidus*, aus einem rasch fliessenden Allgäuer Bach.

Chlorophyceae: *Cladophora glomerata*, aus einem rasch fliessenden Zufluss der Amper bei Dachau.

Oedogonium spec., aus dem Freilandbecken des Münchener Botanischen Gartens.

Pithophora oedogonia, eine Oedogoniale tropischer Herkunft, die in den Gewächshäusern bei stehendem Wasser bevorzugt an den Wurzeln von Mangroven wächst. Allgemein in europäischen Gewächshäusern verbreitet.

Rhodophyceae: *Batrachospermum moniliforme*, aus sehr langsam fliessenden Bächen des Seener Seengebietes (Chiemgau) und dem Murnauer Moos.

1. SAUERSTOFFVERBRAUCH VON SÜSSWASSERALGEN BEI VERMINDERTER SAUERSTOFFSPANNUNG

Die relativen Atmungsintensitäten von *Hydrurus foetidus*, *Cladophora glomerata*, *Oedogonium spec.*, *Pithophora oedogonia* und *Batrachospermum moniliforme* sind in Abb. 6 zusammengefasst. Wir ersehen hieraus, dass *Batrachospermum* weitaus am empfindlichsten auf eine Erniedrigung der Sauerstoffspannung besonders im Bereich unter 60 % anspricht, während *Cladophora* das andere

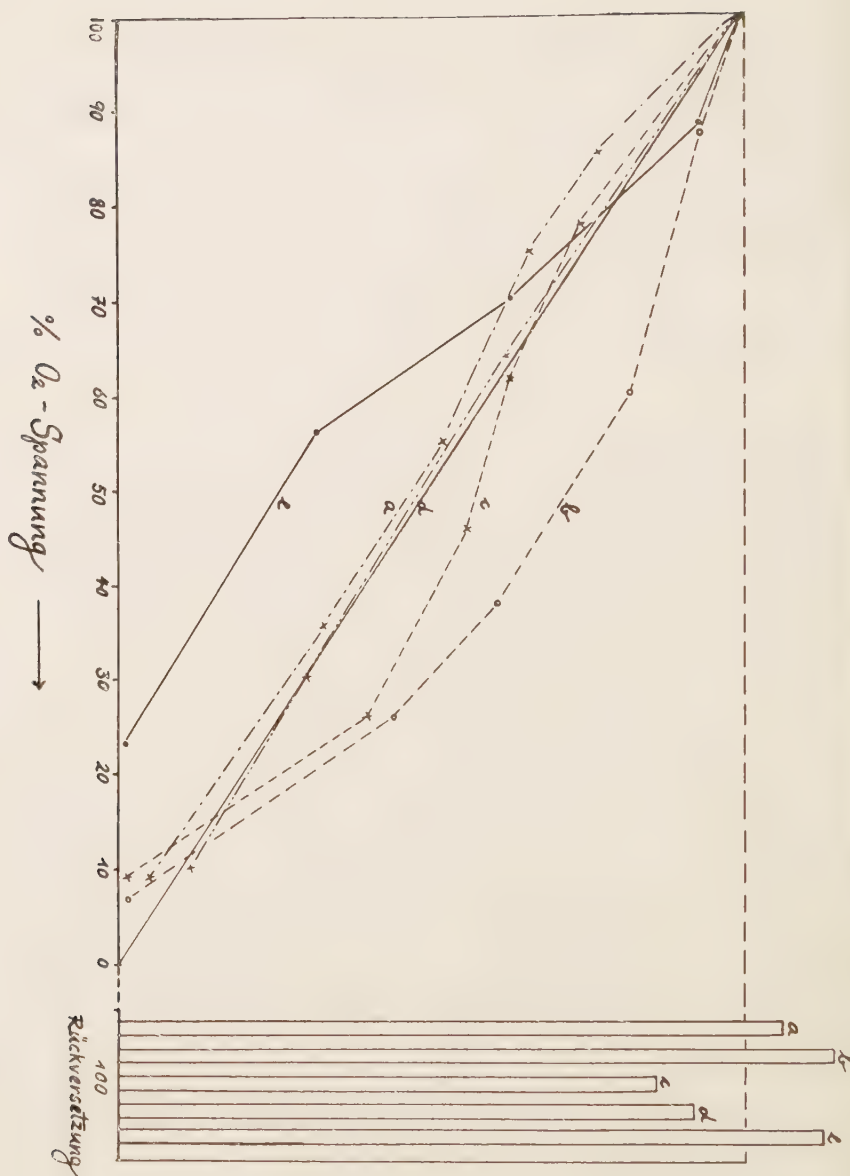


Abb. 6.

Relative Atmungsintensität verschiedener Süßwasseralgen bei abnehmendem O₂-Gehalt des Wassers. a: *Hydrurus foetidus*, b: *Cladophora glomerata*, c: *Oedogonium spec.*, d: *Pithophora oedogonia*, e: *Batrachospermum moniliforme*.

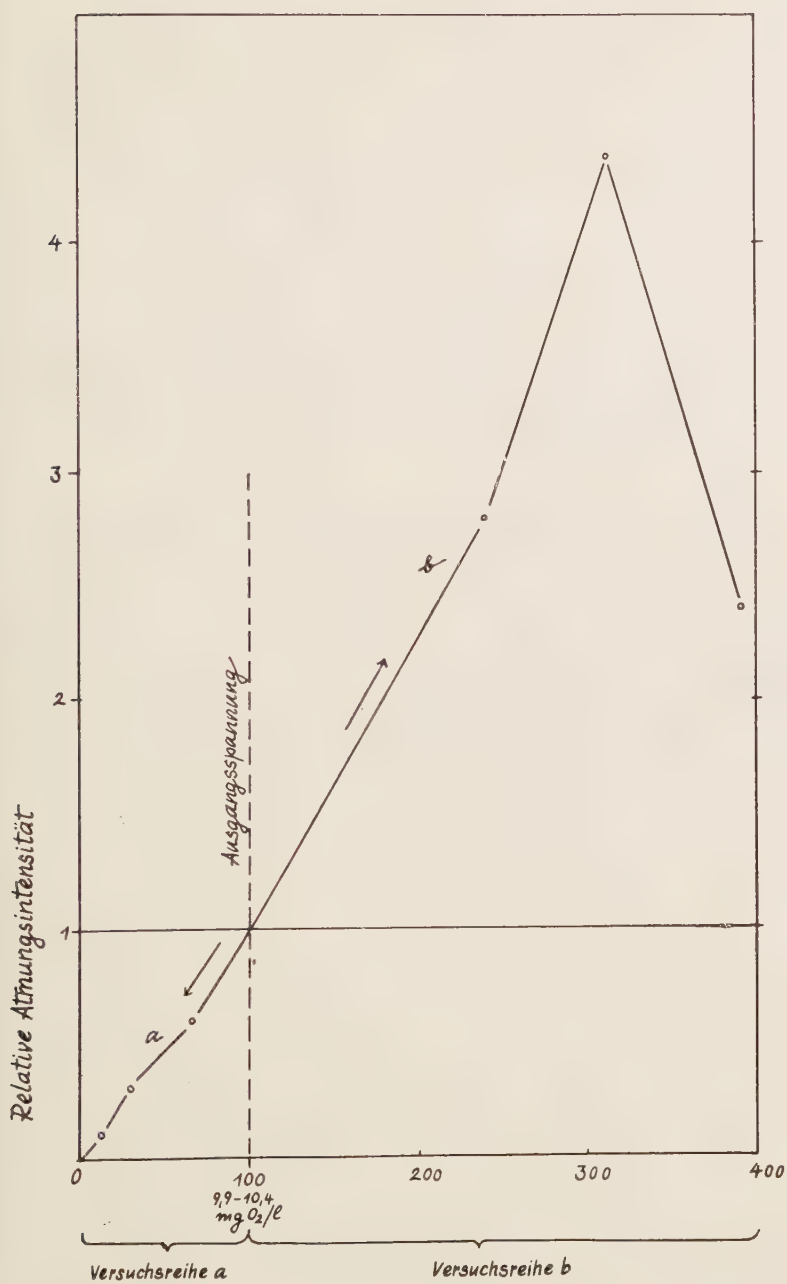


Abb. 7.

Relative Atmung von *Pithophora oedogonia* bei steigender und fallender Sauerstoffspannung des Wassers. (Wie Versuche in Abb. 2 und 4).

Extrem in dieser Algenreihe darstellt. *Batrachospermum* atmet bereits bei einer Spannung von 23% kaum mehr. Bei den übrigen verwendeten Algen erreicht die Atmungskurve die Abszisse erst nach Unterschreiten einer Spannung von 10%. Gegenüber den höheren Pflanzen zeigt der Verlauf der Atmungskurven bei den untersuchten Algen starke und für die Gattung charakteristische Unterschiede. Während, die Atmungsgrößen der höheren Pflanzen mit abnehmender Sauerstoffspannung (Abb.3) (besonders unter 50%) immer stärker abfallen, finden wir diese Gesetzmäßigkeit hier nur bei *Cladophora* und *Oedogonium*. Im Gegensatz dazu stehen *Hydrurus*, *Pithophora* und *Batrachospermum*, deren Sauerstoffverbrauch bei Erniedrigung des O₂-Gehaltes etwa linear abnimmt.

2. SAUERSTOFFVERBRAUCH VON SÜSSWASSERALGEN BEI ERHÖHTER SAUERSTOFFSPANNUNG

Bringen wir *Cladophora glomerata*, *Pithophora oedogonia* und *Batrachospermum moniliforme* in Wasser von zunehmend höherer O₂-Spannung, so steigt die relative Atmungsintensität zunächst stark an (Abb. 7, 8). Wie bei *Lagarosiphion* und *Ranunculus* unter den höheren Wasserpflanzen erreichen auch hier die Atmungskurven

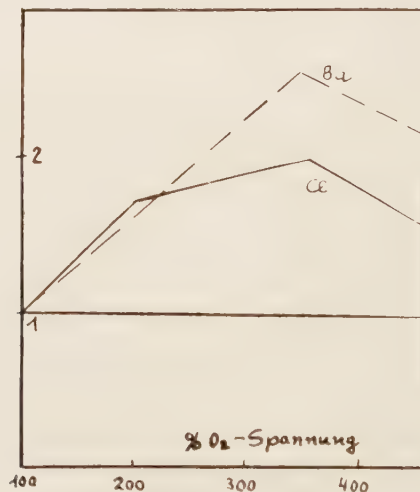


Abb. 8.

Atmung von *Cladophora glomerata* und *Batrachospermum* in O₂-übersättigtem Wasser.

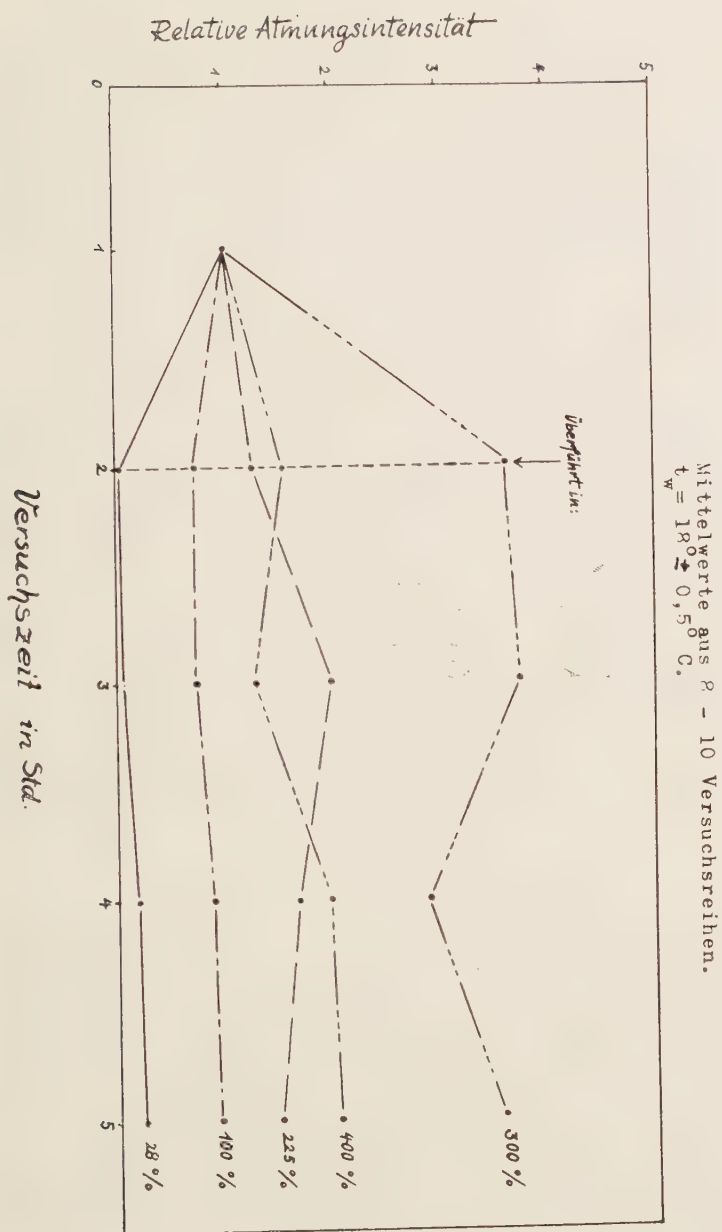


Abb. 9.
 Relative Atmung von *Pithophora oedogonia* im 5-stündigem Dauerversuch bei
 verschiedenen O_2 -Spannungen. Wassertemperatur 18°C.

zwischen 300 und 350 % ihr Maximum und zeigen in gleicher Weise im Bereich von 400 % der Sauerstoffsättigung und darüber einen deutlichen Abfall.

Über die Sauerstoffspannung, in welcher das Maximum der Atmungsintensität zu erwarten ist, sollen weitere Versuche mit *Cladophora* Aufschluss geben. Aus den Abb. 7 und 8 ersehen wir, dass die Atmungsintensität trotz gleicher Versuchsbedingungen zwischen 200—300 % (Versuch a) bzw. 300—400 % (Versuch b), den Höchstwert erreicht. So ist in Sauerstoffkonzentrationen zwischen 200—400 % wohl immer mit einem Abfall der Atmungsintensität zu rechnen, aber das Maximum liegt in diesem Bereich nicht fest. Zwischen 100—200 % ergibt sich dagegen ein steigender Sauerstoffverbrauch. Dies geht noch deutlicher aus den Versuchen mit *Pithophora* hervor. Hier wurden die Pflanzen für 5 Stunden in die jeweils gleiche Sauerstoffspannung überführt. Trotz der unvermeidbaren Streuungen, wie sie dabei zu erwarten sind, bleibt das Maximum des Sauerstoffverbrauches bei 300 % der O₂-Spannung (Abb. 9). Bei 400 %, Sauerstoffsättigung hält sich die Atmungsgrösse dagegen etwa bei gleicher Höhe wie bei 225 %. Die Atmung ist jedoch selbst bei 100 % trotz der gleichbleibenden Versuchsbedingungen nicht konstant. Wie zahlreiche Vergleichsmessungen ergaben, sinkt der Atmungswert bei 100 % O₂-Spannung in der Regel zunächst ab und strebt, langsam ansteigend, dem Ausgangssauerstoffverbrauch zu, wenngleich dieser bis Versuchsende meist nicht mehr erreicht wird.

III. VERSUCHE MIT MEERESPFLANZEN

Da nach den bisher vorliegenden Literaturangaben (HARDER 1915, HOFFMANN 1929, KNIEP 1914) in der Frage nach der Bedeutung der O₂-Spannung für die Atmung der Meerespflanzen (besonders der Meeresalgen) grösste Uneinigkeit herrscht, wurden auch marine Gewächse in die Untersuchungen einbezogen.

Das Material entstammte einerseits der Küste Istriens (*Gelidium capillaceum*) und wurde u n m i t t e l b a r nach der Entnahme in der biologischen Station Rovinj untersucht, andererseits dem Golfe von Neapel, von wo es in wasserdichten Kunststoffbeuteln auf schnellstem Wege nach München gebracht und im Botanischen Institut 36 bis 40 Stunden nach der Entnahme in künstlichem Seewasser (Salzgehalt 35‰) in die Versuchsflaschen verbracht wurde.

A) Atmungsgrößen von *Posidonia oceanica*

Vergleichen wir die Atmungsgrößen von *Posidonia oceanica* mit jenen der nah verwandten *Potamogeton*-Arten (Abb. 10), so finden wir bei absteigender Sauerstoffreihe einen wesentlich unterschiedlichen Verlauf der Atmungskurven. Während sich die *Potamogeton*-Arten dem Atmungstypus der übrigen höheren Wasserpflanzen einordnen, lässt sich *Posidonia* infolge der völlig linearen Abnahme der relativen Atmungsintensität nur mit den Süßwasseralgen *Hydrurus* und *Pithophora* in Parallele stellen.

Ebenso fällt *Posidonia* im absoluten Sauerstoffverbrauch ($\approx 0,6$ mg O_2 /1 g Tg./1 Std. bei 100° O_2 -Spannung) gegenüber *Potamogeton* ($\approx 1,4$ mg O_2 /1 g Tg./1 Std. bei 100° O_2 -Spannung) stark zurück und zeigt auch hier wieder Ähnlichkeit mit *Hydrurus* ($\approx 0,45$ mg O_2 /1 g Tg./1 Std). Von den höheren Süßwasserpflanzen besitzt lediglich *Fontinalis antipyretica* — und auch von dieser nur die Standortformen aus stark strömendem Wasser — einen ähnlich niedrigen Atmungswert.

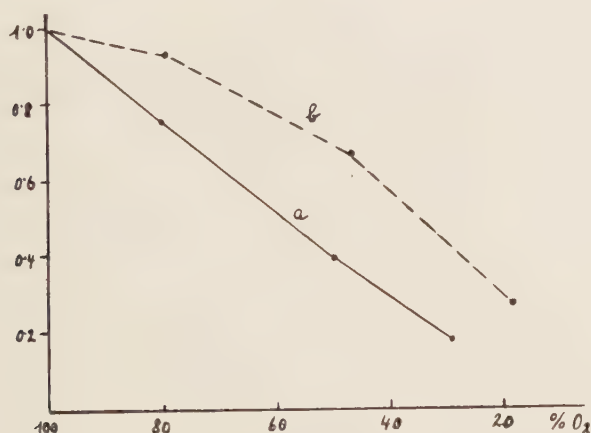


Abb. 10.

Relative Atmung von *Posidonia* (a) und *Potamogeton gramineus* (b) bei gleitender Erniedrigung der O_2 -Spannung.

B) Atmungsgrößen von Meeresalgen

Wie seit langem bekannt, lassen sich Meeressalgen nur dann kultivieren, wenn man dafür sorgt, dass die Versuchsgefäße Meerwasser enthalten, das mit Sauerstoff gesättigt ist. Auch die Erfahrung, dass sich solche Pflanzen nicht in Wasser, sondern nur in feuchter Luft ohne Schaden transportieren lassen, spricht dafür, dass die Sauerstoffaufnahme der Meeressalgen in hohem Masse von der O_2 -Spannung des Wassers abhängt. Aus diesem Grunde wurden also

Atmungsversuche an diesen Pflanzen ebenfalls in das Arbeitsprogramm aufgenommen.

1. Atmungsversuche an *Gelidium capillaceum*

Das Material der zu diesen Versuchen verwendeten Rotalge entstammte den Felsenküsten Istriens in der nächsten Umgebung von Rovinj. Nach dem Einsammeln wurden die Thalli auf dem schnellsten Wege in die meeresbiologische Station Rovinj gebracht und hier meist bereits nach ein oder zwei Stunden verarbeitet. Die Thalli wurden dabei in — absichtlich verschiedene — Portionen geteilt und in Flaschen eingeführt, die mit 100 %, luftgesättigtem Meerwasser gefüllt waren. Nachdem diese Flaschen bei Temperaturen zwischen 22 und 24°C verschieden lange Zeit in Dunkeln gestanden hatten, wurde im Wasser nach Entfernung der Algen der Sauerstoff bestimmt, das Trockengewicht der Algen ermittelt und die Sauerstoffaufnahme berechnet. Folgende Tabelle gibt einen Überblick über die erhaltenen Werte:

TABELLE III

Versuchsdauer in Stunden	Trockengewicht in mg	Sauerstoffaufnahme mg O ₂ /1g Tr.G./Std.	Produkt Stunden × Gewicht
2,5	345	0,59	865
2,3	270	0,50	624
4,5	195	0,46	900
7,5	295	0,48	2250
7,5	228	0,60	1750
20	64	0,71	1280
20	117	0,30	2340
20	164	0,31	3280
12	277	0,32	3324
12	142	0,40	1704
12	236	0,40	2832

Wenn wir die Werte in der dritten Spalte miteinander vergleichen, so machen wir die unerfreuliche Feststellung, dass sie um weit mehr als um 100 %, streuen. Diese Tatsache ist allen Forschern aufgefallen, welche Bestimmungen des Sauerstoffverbrauchs von Meeresalgen gemacht haben (HOFFMANN 1929) und erschwert es ausserordentlich, zu exakten Ergebnissen zu gelangen.

Nun müssen wir aber fragen, ob denn diese Schwankungen völlig willkürlich sind, oder ob sich in ihnen vielleicht eine Gesetzmässigkeit ausdrückt. Wie oben erwähnt, wurden bei dieser Versuchsreihe zwei Faktoren variiert, einmal die Menge des Pflanzenmaterials, zum anderen die Dauer des Versuches. Dabei wurde in allen Fällen dafür gesorgt, dass am Schluss des

Versuches noch mindestens die Hälfte des Anfangssauerstoffes vorhanden war, bzw. jene Fälle, wo eine Untersättigung von mehr als 50%, eingetreten war, wurden aus der Betrachtung ausgeschieden. Die O₂-Zehrung erfolgte also in allen Fällen zwischen 100% und 50% Sauerstoffsättigung.

Da die Menge des aufgenommenen Sauerstoffes einmal mit der verwendeten Pflanzenmenge, zum anderen mit der Versuchsdauer ansteigt, wurde aus beiden das Produkt gebildet und die Atmungswerte nach steigenden Werten dieses Produktes in Abb. 11 aufgetragen.

Trotz der grossen Streuung der Einzelwerte wird sehr deutlich, dass mit steigendem Produkt die Atmungswerte rapide absinken. Dies lässt sich aber nur so deuten, dass die Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme mit fallender O₂-Menge im Versuchswasser absinkt. Selbst eine Sauerstoffuntersättigung von weniger als 50% bedeutet also bereits eine starke Hemmung in der Sauerstoffversorgung bei *Gelidium capillaceum*.

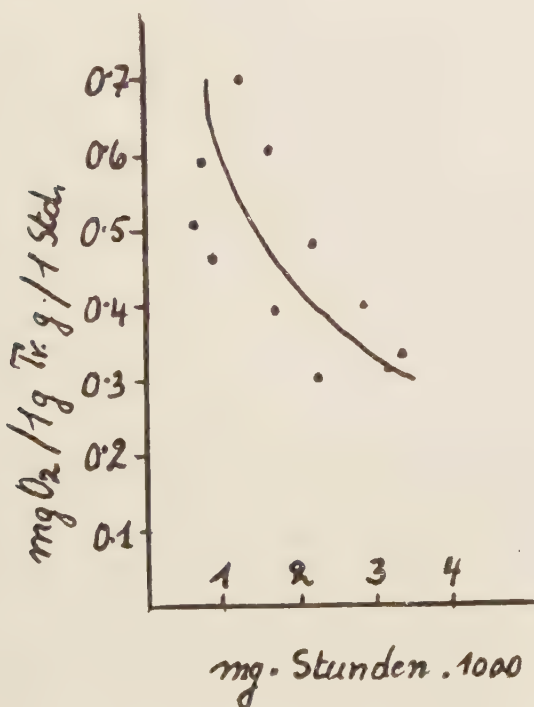


Abb. 11.

Absoluter Sauerstoffverbrauch der Rotalge *Gelidium capillaceum* in Beziehung zum Produkt aus Trockengewicht mal Expositionszeit.

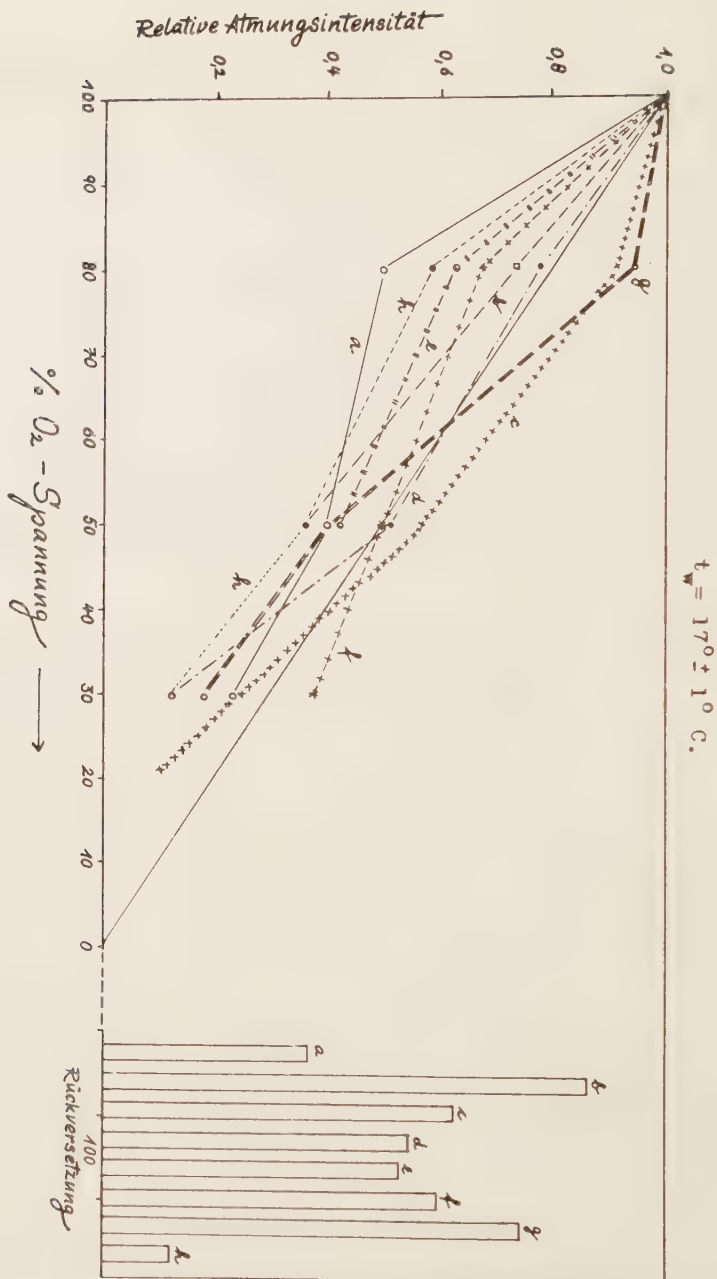


Abb. 12.

Relative Atmungsintensität verschiedener Meeresalgen bei abnehmender Sauerstoffspannung. a: *Ulva lactuca*, b: *Cystosira barbata*, c: *Stypocaulon scoparium*, d: *Padina pavonia*, e: *Colpomenia sinuosa*, f: *Sargassum Hornschuchii*, g: *Laurencia papillosa*, h: *Gracilaria armata*.

Wenn sich auch die soeben getroffene Feststellung recht eindeutig aus der Abb. 11 ablesen lässt, so bleibt es doch bedauerlich, dass die grosse Schwankungsbreite die Beziehung zwischen Atmungsintensität und O₂-Sättigungsgrad des Wassers nicht genauer ablesen lässt. Es wurde infolgedessen in den weiteren Versuchen der andere noch mögliche Weg eingeschlagen, nämlich ein- und dieselbe Algenprobe sukzessive verschiedenen O₂-Spannungen ausgesetzt.

2. Verhalten von Meeresalgen unter verschiedenen Sauerstoffbedingungen des Wassers.

In den Versuchen wurden folgende Formen verwendet:

Chlorophyceae: *Ulva lactuca*

Phaeophyceae: *Colpomenia sinuosa*

Stypocaulon scoparium

Cystosira ericoides

Padina pavonia

Sargassum Hornschuchii

Rhodophyceae: *Gracilaria armata*

Laurencia papillosa

Nach Abb. 12 antworten die untersuchten Algen, mit Ausnahme von *Laurencia* und *Stypocaulon*, bereits bei einer Senkung des Sauerstoffgehalts des Wassers von 100% auf 80% mit einer starken Verminderung des O₂-Verbrauchs (*Padina* um 22%, *Cystosira* um 27%, *Sargassum* um 31%, *Colpomenia* um 37%, *Gracilaria* um 41% und *Ulva lactuca* um 50%). *Stypocaulon* und *Laurencia* vermögen die Sauerstofferniedrigung zunächst noch weitgehend zu kompensieren (Abfall der Atmungsgrösse gegenüber dem Ausgangswert nur 9 bzw. 5%), folgen jedoch unter 80% O₂-Spannung dem Verlauf der übrigen Atmungskurven. In keinem Falle finden wir eine Parallele zu den Atmungskurven der höheren Süsswasserflanzen, wohl aber zu den Verhältnissen bei den Süsswasseralgen (mit Ausnahme von *Cladophora* und *Oedogonium*, vgl. Abb. 6).

Nur bei den Meeresalgen ist es möglich, die einzelnen Gattungen and Hand des stark unterschiedlichen physiologischen Verhaltens bei Sauerstoffspannungen um 80% gut voneinander zu trennen (Abb. 12), eine Erscheinung, die bei den höheren Süsswasserpflanzen schwach angedeutet, bei den Süsswasseralgen höchstens im Bereich geringer Sauerstoffspannungen zu finden ist.

Keine der untersuchten Meeresalgen überschreitet bei einer Sauerstoffspannung des Wassers von 30% eine relative Atmungsintensität von 0,4; unter den Süsswasseralgen bleiben nur *Cladophora* und *Oedogonium* etwas über diesem Wert, während die höheren Wasserpflanzen dem Wasser unter diesen Bedingungen stets mehr Sauerstoff entziehen (Abb. 13).

Im Rückversetzungsversuch wird — im Gegensatz zu den höheren Wasserpflanzen und Süßwasseralgen — von keiner der Meeresalgen auch nur annähernd die Ausgangsatmungsgrösse erreicht, ja *Ulva* und *Gracilaria* bleiben sogar unter 50 „ bzw. 15 „ des Sauerstoffverbrauchs bei Normalspannung.

Nur bei *Gracilaria* liess sich bei Überführung in niedrige O_2 -Spannungen des Wassers eine zunehmende Schädigung erkennen, die sich in einer von den Spitzen der Thalli ausgehenden Entfärbung und der Diffusion des Farbstoffes in das umgebende Medium äusser- te. Nach den Befunden von ROSANOFF (1867) und REINKE (1903)

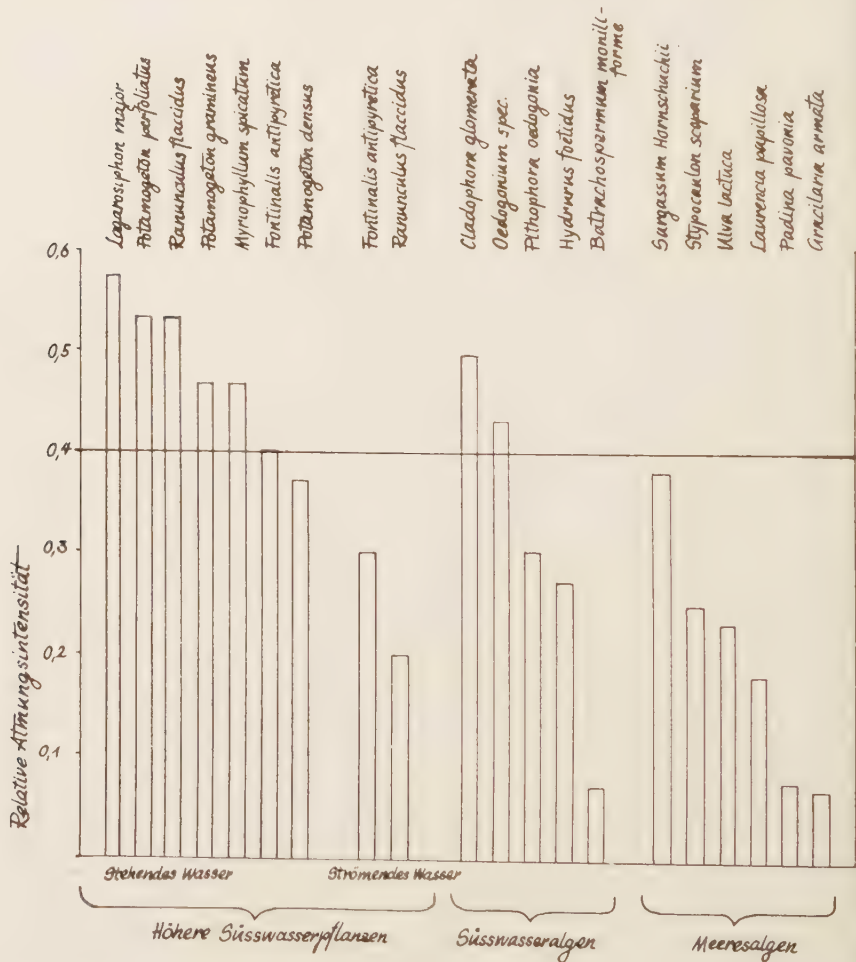


Abb. 13.

Relative Atmungsintensitäten höherer Süßwasserpflanzen, sowie von Süßwasser- und Meeresalgen bei einer O_2 -Spannung von 30%

müssen wir annehmen, dass *Gracilaria* bei einer Sauerstofferniedrigung des Wassers um mehr als 50 ‰ des Normalwertes bereits letal geschädigt wird. So ist der geringe Atmungswert bei Rückversetzung verständlich. Inwieweit besonders bei *Ulva*, *Colpomenia*, *Padina*, *Sargassum* und *Stypocaulon* ähnliche, allerdings noch nicht erkennbare Schädigungen den verhältnismässig niedrigen Sauerstoffverbrauch im Rückversetzungsversuch bedingen, kann nicht beantwortet werden. Auffällig ist, dass *Laurencia*, trotz der systematischen Verwandtschaft zu *Gracilaria*, bei Sauerstofferniedrigung keine Änderung des Zustandes der Zellen zeigt.

Der absolute Sauerstoffverbrauch von *Ulva lactuca*, wie von den Braunalgen, erreicht etwa gleiche Werte wie jene der höheren Süsswasserpflanzen (vgl. jedoch GESSNER 1940). Nur die Rhodophyceen *Laurencia* und *Gracilaria* veratmen in diesen Versuchen wesentlich weniger Sauerstoff.

IV. ÜBERBLICK UND DISKUSSION DER VERSUCHSBERGEBNISSE ÜBER DIE ATMUNG DER WASSERPFLANZEN UNTER VERÄNDERTEN SAUERSTOFFSPANNUNGEN

1. Die absolute Atmungsgrösse der höheren Wasserpflanzen steht in direkter Beziehung zur Stärke der Wasserbewegung am natürlichen Standort. Die Formen aus stagnierendem oder nur sehr schwach bewegtem Wasser entziehen ihrer Umgebung um 60—150 ‰ mehr Sauerstoff und reagieren auf Sauerstofferniedrigung des Wassers in nicht so hohem Masse mit einer Verminderung der Atmungsintensität wie die aus rasch strömenden Gewässerabschnitten. Gleiches wurde neuerdings auch bei Insektenlarven gefunden (ZAHNER 1957).

Der Atmungsstoffwechsel der Fliesswasserpflanzen wird also durch Sauerstoffschwankungen wesentlich stärker beeinflusst. Demgegenüber können die Formen des Stillwassers selbst grössere Änderungen im Sauerstoffgehalt des Wassers weitgehend kompensieren. Den Pflanzen der Bäche und Flüsse steht unter natürlichen Bedingungen in der Regel ein gleichmässigeres und nahe dem Luft-sättigungswert liegendes Sauerstoffangebot zur Verfügung, wie wir dies entsprechend ihrem atmungsphysiologischen Verhalten fordern müssen. Im stagnierendem Wasser aber sind sie den dort heimischen Arten unterlegen, während für letztere im Fliesswasser die Anpassung an stärkere Sauerstoffschwankungen bedeutungslos wäre.

Infolge der durch den starken Sauerstoffverbrauch bedingten Erhöhung des Diffusionsgradienten erhalten die Teichformen aus einer verhältnismässig mächtigen Grenzschicht Sauerstoff aus der

Umgebung nachgeliefert. Im Fliesswasser sorgt umgekehrt die Wasserbewegung durch weitgehende Zerstörung der Grenzschicht um den Pflanzenkörper für eine rasche Sauerstoffzufuhr.

2. An Hand des Verlaufs der Atmungskurven bei schrittweiser Erniedrigung des Sauerstoffgehaltes — ausgehend von luftgesättigtem Wasser — lassen sich, trotz mancherlei Übergänge, zwei voneinander unterscheidbare Atmungstypen herausstellen:

- a) Pflanzen, die auf Verminderung der O_2 -Spannung mit einer gleichlaufenden und nahezu proportionalen Abnahme der relativen Atmungsintensität reagieren. Hierher gehören sämtliche untersuchten Meeresalgen, unter den Süßwasseralgen *Hydrurus*, *Pithophora*, *Batrachospermum* sowie die Meeres-Potamogetonaceae *Posidonia*.
- b) Pflanzen, die auf Erniedrigung des O_2 -Gehaltes des Wassers zunächst nur wenig ansprechen, weiteren Sauerstoffentzug aber mit zunehmendem Abfall der Atmungsgrösse beantworten.

Hierher sind alle untersuchten höheren Süßwasserpflanzen zu rechnen, ferner *Cladophora* und *Oedogonium* unter den Süßwasseralgen.

Unter den höheren Süßwasserpflanzen finden wir eine Annäherung an Typ a) bei den Fliesswasserformen angedeutet, bei den Meeresalgen *Stypocaulon* und *Laurencia* an Typ b).

Die Pflanzen des Typs b) entziehen selbst sauerstoffarmem Wasser noch weitaus mehr Sauerstoff als die des Typs a). Für letztere bleibt die relative Atmungsintensität bei einer O_2 -Spannung von 30% des Wassers merkbar unter 40% des Wertes bei Normalspannung, für die von Typ b) über 40%.

Zum Atmungstyp a) gehörige Arten sprechen bereits auf geringfügige Erniedrigung der Sauerstoffspannung des Wassers mit einer Verminderung der Atmungsgrösse an, während die von b) ihren ursprünglichen Atmungswert im wesentlichen beibehalten. Letztere erweisen sich also weitgehend unabhängig von den Sauerstoffschwankungen des Wassers, wie sie unter natürlichen Bedingungen auftreten. So dürfen wir erwarten, dass die Formen des Typs b) besonders an das Stillwasser angepasst sind oder aber in ihrem Lebensraum Wuchsformen ausbilden können, wie Schwaden, Horste und Rasen, in welchen die Sauerstoffversorgung erschwert ist. In abgeschlossenen Räumen jedoch werden die Pflanzen dieses Typs den vorhandenen Sauerstoff rascher aufzehren, als die von a), bei denen mit der Senkung des Sauerstoffgehalts sofort eine starke Verminderung der Atmungsgrösse einhergeht (besonders ausgeprägt bei den Meeresalgen).

3. In Wasser mit zunehmend höherem Sauerstoffgehalt — ausgehend

von luftgesättigtem Wasser — können sich die Pflanzen sehr verschieden verhalten:

- a) Der Sauerstoffverbrauch nimmt rasch zu, erreicht aber bei etwa 250—400 % O_2 -Sättigung ein Maximum. Über diesem Wert fällt die Atmungsgrösse wieder stark ab (höhere Süsswasserpflanzen: *Lagarosiphon*, *Ranunculus*; Süsswasseralgen: *Cladophora*, *Pithophora*, *Batrachospermum*).
 - b) Pflanzen antworten mit einem verhältnismässig geringen Anstieg der Atmung. Im etwa 250 % der O_2 -Spannung ist das Maximum bereits überschritten. Nun sinkt der Sauerstoffverbrauch stark ab. Schliesslich wird bei etwa 400 % O_2 -Spannung die Atmung völlig eingestellt (*Potamogeton crispus*, *Myriophyllum spicatum*).
4. Die Versuche dieser Arbeit haben gezeigt, dass erhöhte und erniedrigte Sauerstoffspannungen, wie sie in der Natur vorkommen, entscheidenden Einfluss auf die Atmungsgrösse der Pflanze nehmen. Welche ökologische Bedeutung kommen daher den verschiedenen Sauerstoffspannungen im Wasser zu? Jeder Faktor, welcher die photosynthetische Rate erhöht (wie z.B. Licht, Temperatur, CO_2 -Gehalt), wirkt sich ökologisch auch im positiven Sinne aus, denn durch Erhöhung der assimilatorischen Leistung wird sowohl mehr Baumaterial gebildet als auch zusätzliche Energie zur Verfügung gestellt. Völlig anderen Verhältnissen begegnen wir dagegen bei der Atmung: Faktoren, welche die Atmung erhöhen, können sich positiv auswirken, indem sie den Energiebedarf der Pflanze in höherem Masse befriedigen, sie können umgekehrt für die Pflanzen auch von Nachteil sein, da sie ihr Baumaterial entziehen. In gleicher Weise vermag eine Atmungssenkung entgegengesetzte Effekte hervorzurufen. Ob sich also eine Erhöhung oder Erniedrigung der Atmungsintensität ökologisch positiv oder negativ auswirkt, kann nicht allgemein beantwortet werden. So hat HOFFMANN (1929) gezeigt, dass bei der Überführung von Meeresalgen in Brackwasser eine Atmungssteigerung auftritt. Dieser Autor sieht diese geradezu als begrenzenden Faktor an für das Eindringen von Meeresalgen in salzarme Biotope.

Wenn also auch die Frage vorläufig nicht entschieden werden kann, welche ökologische Bedeutung die verschiedene O_2 -Spannung des Wassers auf dem Wege über die Atmungsbeeinflussung für die Pflanzen des Wassers hat, so scheint uns doch zum Schluss ein physiologischer Gesichtspunkt der Erwähnung wert. Bekanntlich wird seit langem die reelle Assimilation (im Gegensatz zur apparenten) in der Weise bestimmt, dass der Wert der Dunkelatmung zum Assimilationswert addiert wird.

Wieweit dies berechtigt ist und die Dunkelatmung gleich der Lichtatmung gesetzt werden kann, ist dabei Gegenstand eingehender Untersuchungen und eifriger Diskussionen. Durch unsere Untersuchungen scheint sich jedoch ein Gesichtspunkt abzuzeichnen, der sonderbarerweise bisher kaum beachtet worden ist. Wenn-wie gezeigt worden ist-Sauerstoffübersättigung zu einer starken Atmungssteigerung führt, kann aus diesem Grunde die Lichtatmung nicht der Dunkelatmung gleichgestellt werden, da während der Photosynthese die Atmung unter Bedingungen erfolgen dürfte, welche einer Respiration in freiem Sauerstoff entspricht.

C. LITERATURVERZEICHNIS

- BINET, M. P. - 1930 - Respiration des plantes amphibies en milieu aérien et en milieu aquatique; *Reg. gen. botan.*, 57.
- BURK, D. - 1930 - The influence of nitrogen gas upon the organic catalysis of nitrogen fixation by *Azotobacter*; *J. phys. Chem.*, 34,
- GEORGI, C. E. & WILSON, P. W. - 1933 - The influence of the tension of oxygen on the respiration of Rhizobia; *Arch. Mikrobiol.*, 4.
- GESSNER, F. - 1937 - Untersuchungen über Assimilation und Atmung submerser Wasserpflanzen; *Jahrb. wiss. Bot.*, 85.
- GESSNER, F. - 1940 - Die Bedeutung der Wasserbewegung für die Atmung und Assimilation der Meeresalgen; *Jahrb. wiss. Bot.* 89.
- HAGER, A. - 1957 - Zur Chromatographie der lipoidlöslichen Blattfarbstoffe; *Planta*, 48.
- HARDER, R. - 1915 - Beiträge zur Kenntnis des Gaswechsels der Meeresalgen; *Jahrb. wiss. Bot.*, 56.
- HARVEY, E. N. - 1928 - The oxygen consumption of luminous bacteria; *J. Gen. Physiol.*, 11.
- HOFFMANN, C. - 1929 - Die Atmung der Meeresalgen und ihre Beziehung zum Salzgehalt; *Jahrb. wiss. Bot.*, 71.
- JAMES, W. O. - 1953 - Plant Respiration. Oxford, Clarendon Press.
- KNIEP, H. - 1914 - Über die Assimilation und Atmung der Meeresalgen; *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 7.
- KOPP, M. - 1948 - Über das Sauerstoffbedürfnis wachsender Pflanzenzellen; *Ber. schweiz. bot. Ges.* 58.
- KYLIN, H. - 1911 - Einige Versuche über die Atmung der Meeresalgen; *Arkiv. f. Bot.*, 11.
- LOVEN, HEDW. - 1891 - Nagra rön om algernas andning; *Bihang till Kongl. Vet. Akad. Handl. Stockholm* 17.
- NEEB, O. - 1952 - Hydrodictyon als Objekt einer vergleichenden Untersuchung physiologischer Grössen; *Flora* 139.
- OHLE, W. - 1953 - Die chemische und elektrochemische Bestimmung des molekular gelösten Sauerstoffs der Binnengewässer, *Mitteil. d. Int. Ver. theoret. angew. Limnologie*.
- OLTMANN, FR. - 1923 - Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 3, Jena.
- PANTANELLI, E. - 1914 - Atmung der Meeresalgen; *Ber. dtsch. bot. Ges.* 32.
- PÜTTER, A. - 1924 - Die Atmung der Planktonbakterien; *Pflüg. Arch. ges. Physiol.* 204.

- SCHÜTZENBERGER, P. & QUINQUAD, E. - 1873 - Sur la respiration des vegetaux aquatiques immergés. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 77.
- STILES, W. & LEACH, W. - 1952 - Respiration in plants. London. Methuen & Co. Ltd.
- WAKSMAN, S. A. & CAREY, C. L. - 1935 - Decomposition of organic matter in sea water by bacteria. I. Bacterial multiplication in stored sea water; *J. Bact.* 29.
- WAKSMAN, S. A. & RENN, C. E. - 1936 - Decomposition of organic matter in sea water by bacteria. III. Factors influencing the rate of decomposition; *Giol. Bull.*, 70.
- WOHLFEIL, T. - 1930 - Über die Abhängigkeit der Atmungsintensität atmen-der Bakterienaufschwemmungen von der Bakterienzahl; *Zbl. Bakt. I. Abt.*, 117.
- ZAHNER, R. - 1957 - Über die Bindung von Calopteryx (= Agrion) virgo L. und Calopteryx (= Agrion) splendens HARR. (Odonata, Zygoptera) an den Lebensraum des strömenden Wassers. Inaug. Diss. München.
- ZOBELL, C. & STADLER, J. - 1940 - The effect of oxygen tension on the oxygen uptake of lake bacteria; *J. Bact.* 39. Nr. 3.

ANSCHRIFTEN DER VERFASSEN

- Prof. Dr. FRITZ GESSNER, München (Deutschland), Menzingerstrasse 67
Botanisches Institut der Universität
- Dr. FEDERICO PANNIER, Caracas (Venezuela) Apdto 2156
Instituto botanico

